云 南 植 物 研 究 2010，**32**(6)：508～518
Acta Botanica Yunnanica DOI：10.3724/SP.J.1143.2010.10085

植物有性生殖对温度胁迫反应的研究进展

邹长松[1,2]，余迪求[1*]
（1 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 昆明 650223；2 中国科学院研究生院，北京 100049）

摘要：开花植物的有性生殖阶段对温度胁迫高度敏感，高温热害和低温冷害都会对这一过程造成严重影响。本文全面总结了温度胁迫对作物有性生殖的影响，明确花粉发育过程是有性生殖过程中对温度胁迫最敏感的时期；转录组和蛋白质组的研究结果表明，蛋白激酶、热激转录因子、热休克蛋白等可能参与花粉发育期对热胁迫的信号转导。理解植物在有性生殖发育阶段如何适应温度胁迫的机理，为遗传育种实践中筛选对温度耐受的作物品种提供指导，也为基因工程选育对温度耐受的品种提供可能。

关键词：冷胁迫；受精；基因表达；热胁迫；有性生殖；花粉粒
中图分类号：Q 945 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2010)06-508-11

Temperature Stress on Plant Sexual Reproduction

ZOU Chang-Song[1,2]，YU Di-Qiu[1*]
（1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650223，China；
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100049，China）

Abstract：The sexual reproduction in flowering plants is highly sensitive to hot or cold temperature stresses，thus temperature is fatal to reproductive success. This review describes studies of temperature stress on plant sexual reproductions，which suggests that pollen development may be the most sensitive reproductive stage. Transcriptome and proteomic studies shows that the genes including calmodulin，calcium dependent protein kinase 2，HSFs，and HSPs，might be involved in heat stress response pathways that function during pollen development. Understanding how plants cope with stress during reproductive development provides the oppotunity to identify genetic traits that can improve temperature tolerance in selected crop breeding and agronomic plants by genetic engineering.

Key words：Cold stress；Fertilization；Gene expression；Heat stress；Plant sexual reproduction；Pollen

温度胁迫是影响作物产量和地理分布的重要环境因子之一。根据当前全球气候的变化情况推测，大部分的农业生产区域将遭受环境剧烈波动的考验（Solomon 等，2007）。高温热害和低温冷害对植物生长发育的各个阶段均造成伤害，对许多植物而言，偶尔一次的高温或者低温就会对有性生殖过程的顺利进行造成严重的影响。由于人类主要的食物是由开花植物通过有性生殖过程产生的，因此认识植物在有性生殖发育阶段如何适应温度胁迫的机理，对于应对环境变化对农业生产的影响是非常关键的。

目前，许多研究结果较详细地阐述了温度胁迫对植物的影响（Iba，2002；Yamaguchi-Shinozaki and Shinozaki，2006；Chinnusamy 等，2007；Kotak 等，2007；Wahid 等，2007）。然而这些研究多以根、茎、叶等容易取材的组织为材料。相比之下，植物的配子发育和受精过程非常复杂，各发育阶段时间比较短，通常相关的组织

* 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：ydq@xtbg.ac.cn
收稿日期：2010-04-27，2010-10-08 接受发表
作者简介：邹长松（1980－）男，在读博士研究生，主要从事植物基因功能研究。

嵌合在花组织中，难以分离，这些使得研究温度胁迫对植物有性生殖的影响非常困难。虽然这方面的研究有限，但是科学家们很早就认识到植物有性生殖对温度的高敏感性，以及生殖器官的温度耐受性直接影响作物的产量（Charles and Harris，1972；Herrero and Johnson，1980），并开展了相关方面的研究（Lee and Lee，2003；Barnabá 等，2008；Hedhly 等，2008；Thakur 等，2010）。本文全面总结了温度胁迫对作物有性生殖的影响，明确了花粉发育是有性生殖过程中对温度胁迫最敏感的时期；转录组和蛋白质组的研究结果表明，蛋白激酶、热激转录因子、热休克蛋白等可能参与花粉发育期对热胁迫的信号转导，将有助于通过功能基因组学的方法，研究花粉对温度胁迫反应的信号转导途径。

1　植物对温度胁迫的响应

植物在长期的进化过程中，形成了适应环境改变的机制。植物通过根茎叶花粉等组织中基因转录水平的变化，以及细胞发育过程的改变来适应温度胁迫（Fowler and Thomashow，2002；Kreps 等，2002；Busch 等，2005；Larkindale and Vierling，2008；Frank 等，2009）。植物胚胎可以在种子中休眠很长时间，在特殊环境下，植物通过休眠过程抵抗恶劣的环境而保持活力，而活跃生长的植物却没有这样的极端措施来应对环境改变。植物根、茎、叶对温度变化的适应过程已经研究得非常深入，这些研究结果对于深入研究环境温度胁迫对植物有性生殖过程的影响提供了有益的指导。

温度胁迫对植物的影响非常复杂，对植物的伤害程度取决于温度改变的程度、持久性、速率等（Wahid 等，2007；Thakur 等，2010）。高温热害和低温冷害对细胞生理活动的影响是多方面的。如温度能够显著地影响细胞膜质的流动性，核酸和蛋白质的构象，代谢物和渗透调节物质的浓度（Wang 等，2003a，b；Howarth，2005；Chinnusamy 等，2007）；温度胁迫能够诱导活性氧分子（ROS，eactive oxygen species）的产生，进而导致对细胞的氧化损伤甚至死亡（Apel and Hirt，2004）。

光合作用是植物赖以生存的基础，温度胁迫对光合作用最明显的影响是抑制光合作用速率。高温损害天然光系统 II 的释氧中心（OEC，oxygen evolving complex）（Strasser，1997），降低核酮糖二磷酸缩化酶（Rubisco）的活性（Law and Crafts-Brandner，1999），导致类囊体膜的解聚（Gounaris 等，1984）；强光下冷胁迫破坏类囊体电子传递，降低核酮糖二磷酸羧化酶的活性，诱导气孔闭合，减少 CO_2 摄入（Allen and Ort，2001）。此外，对植物有性生殖而言，光合作用速率的下降将最终导致植物用于生殖过程的物质和能量减少（Blum 等，1994；Snider 等，2009）。

认识植物是如何适应环境胁迫是一个非常有挑战性的研究（Suzuki and Mittler，2006）。在冷胁迫和热胁迫的诱导下，植物产生的活性氧分子能够改变基因的转录水平，植物激素的代谢和相关信号转导途径也会随之改变（Kotak 等，2007）；高温能够激活脱落酸（ABA，bscisic acid）、水杨酸（SA，salicylic acid）和乙烯信号转导途径，这些途径均参与植物对高温胁迫的反应；ABA 在植物冷耐受性建立过程中起到非常重要的分子生物学功能（Thomashow，1999），此外，植物激素乙烯（ethylene）、赤霉素（GA，gbberellins）和生长素（auxin）也都参与植物冷信号途径的转导和调控（Lee 等，2005).

高温热害和低温冷害最终导致基因转录的改变有很大不同。植物对热胁迫的反应包括热激转录调控因子（HSF，heat stresstranscription factors）基因的诱导表达，以及由此引发的其它热胁迫相关基因表达水平的提高（Baniwal 等，2004），其中一类重要的上调基因编码热休克蛋白（HSP，heat shock proteins），这类蛋白作为分子伴侣，具有维持蛋白质热稳定性的作用（Wang 等，2004）；植物对冷胁迫的主要反应是上调冷信号途径的特异转录调控因子，特别是 CBF/*DREB1*，这些转录调控因子不仅可以显著提高 *LEA*（late-embryogenesis abundant）/*COR*（cold-regulated）基因的表达（Thomashow，1999），而且其靶基因所编码的蛋白质能够有效地稳定细胞膜结构，稳定渗透压，增强抗氧化能力。

2　植物有性生殖器官对温度胁迫的反应

植物在有性生殖阶段，温度胁迫可以导致生

殖器官结构和功能的异常，以及受精失败等严重后果。有性生殖过程中哪一阶段对温度胁迫最敏感，目前有两种观点。Satake等研究者认为，花粉的发育过程，特别是四分体小孢子产生以前，是最敏感的时期（Satake and Hayase，1970；Satake，1976；Takeoka等，1991）；而其它一些研究者认为，从花粉母细胞减数分裂到受精和种子发育过程对温度胁迫都非常敏感（Brooking，1976；Lardon and Triboi-Blondel，1994）。虽然两种观点有所不同，但他们都指出，植物雄性生殖器官发育对温度胁迫最为敏感。相对而言，雌性生殖器官对温度胁迫并不十分敏感。水稻经过温度胁迫伤害后，雌蕊可以和未经胁迫的花粉完成正常的受精，而花粉却不能和未经胁迫的雌蕊完成正常的受精（Satake and Hayase，1970）。

2.1 温度胁迫使植物开花提前或延迟

温度导致植物提前或延迟开花的程度随不同物种和环境条件而存在差异（Blazquez等，2003；Balasubramanian等，2006），而且温度对开花的影响主要是通过影响植物光周期（Putterill等，2004；Craufurd and Wheeler，2009）。虽然适度的高温通常加速植物开花，但这使植物在没有积累足够能量和物质前就进入生殖生长阶段，势必会影响最终的种子产量（Balasubramanian等，2006；Tonsor等，2008），关于热刺激植物开花提前的机理目前尚不十分清楚。很多植物需要经过春化作用才能使其开花，如越冬作物小麦、谷、牧草等（Huyghe，1991；Berger等，2005；Liu，2007；Kosova等，2008；Sasani等，2009）。冷胁迫通过影响*FLC*基因的表达而调控植物开花（Blazquez等，2003；Seo等，2009），赤霉素（GA）信号途径也参与了春化过程（Badr等，1970）。春化以后，植物进入快速生长阶段，低温胁迫就会延迟植物的开花和种子的发育（Lynch，1990；Shuff and Thomas，1993；Liu，2007）。在光周期诱导阶段，低温可以延迟绿豆（*Vigna radiata* L. Wilczek）开花的起始（Aggarwal and Poehlman，1977）。

2.2 温度胁迫使雌雄器官发育不同步

开花植物的授粉和受精过程非常精巧，从花粉粒的成熟、花药开裂、授粉、到花粉萌发后完成受精，这需要雌雄器官组织的分化和生长速度相互协调才能够顺利完成。由于温度胁迫对雌雄生殖器官发育和结构的影响不同，常导致二者发育不同步，最终影响到授粉和受精（Herrero，2003；Hedhly等，2008）。低温能够增加鹰嘴豆（*Cicer arietinum*）雌蕊和雄蕊之间的空间距离，抑制花药的开裂，导致能够转移到雌蕊上的花粉粒减少（Srinivasan等，1999）；在高温和缺水条件下，玉米（*Zea mays*）雌蕊发育过程延迟，雄蕊释放花粉的过程变短而导致不育（Barnabás等，2008）。热胁迫能够缩短柱头接受花粉和支持花粉萌发的时间而降低受精成功的机会。在30℃时，桃（*Prunus persica* L.）雌蕊柱头能够支持花粉萌发只有3天，而在正常的20℃条件下则有8天（Hedhly等，2005）。

2.3 温度胁迫能够导致亲本组织的结构和功能缺陷

温度能够直接影响雌雄配子的发育。低温能够使鹰嘴豆花败育的比例大幅提高（Croser等，2003），在15℃以下的低温能够使鹰嘴豆的花脱落，降低荚果数量（Srinivasan等，1999；Clarke and Siddique，2004；Berger等，2006；Nayyar等，2005）；低温能够抑制白车轴草（*Trifolium repens*）和鹰嘴豆的花粉萌发及花粉管伸长（Jakobsen and Martens，1994；Srinivasan等，1999）；冷胁迫破坏水稻减数分裂，抑制小孢子发育成为成熟的三核花粉粒（Sataka and Hayase，1970）。关于温度胁迫影响雌性生殖器官的报道比较少。研究表明，冷胁迫下，温度敏感的鹰嘴豆表现出胚珠变小，活力降低，胚囊缺失，雄蕊功能缺陷（Srinivasan等，1999）。Casper（1990）证实，低温胁迫能造成*Cryptantha flava*的胚珠不可修复的伤害，即使多个正常花粉管顶端出现在珠孔处，也不能完成受精；Rymen等（2007）研究证明，低温可以抑制大孢子母细胞的减数分裂过程。然而也有研究表明，水稻（*Oryza sativa*）和玉米的胚珠对适度的冷胁迫有相当的耐受能力（Hayase等，1969；Dupuis and Dumas，1990）。

热胁迫能够抑制多种作物花粉粒的成熟、活力、萌发能力和花粉管的伸长（Dupuis and Dumas，1990；Peet等，1998；Prasad等，1999；Aloni等，2001；Young等，2004）。热胁迫可以

导致小麦（*Triticum aestivum*，*variety*‘Gabo’）胚珠发育异常（Saini 等，1983）；热胁迫可以减少拟南芥胚珠的总数量和胚珠败育的比例（Whittle 等，2009），热胁迫能迫使花器官的数量减少、变小和变形（Takeoka 等，1991；Morrison and Stewart，2002）。

2.4 温度胁迫对雄性生殖器官的影响

植物在长期的进化过程中形成了雌配子大大少于雄配子，而雄配子的生活力和耐受力又远远小于雌配子的平衡机制，因此在不良环境下，植物首先做出的反应往往是雄性不育。一般来说，在光照和温度等生态因子方面，各种植物的雄配子都形成了较宽的耐受极限，而其中往往有一些对温度特别敏感的类型，当环境温度低于或高于植物最适生长温度时就会影响雄性生殖器官功能。有关这方面报道较多（Barnabás 等，2008；Thakur 等，2010）。Dupuis 和 Dumas（1990）以玉米为材料研究了温度胁迫对生殖组织的影响，经过 4 h 40℃高温处理，雌性受体材料能够和未经处理的花粉粒成功受精，而热处理的花粉粒不能有效地和未经处理的雌性受体材料成功受精。Peet 等（1998）等证实番茄花粉粒对热非常敏感，如用 32/26℃交替（12/12 h 昼/夜）处理植株，以 28/22℃为对照，结果显示，以热处理的母本与对照的花粉粒为父本杂交，果实和种子的数量减少，而以热处理的父本与对照的花粉粒为母本杂交，没有果实产生；通过进一步的实验证明，只要在花粉释放以前和释放过程中进行热处理，然后与正常生长条件下的母本受体杂交，果实和种子的数量总是非常显著的低于热处理的母本受体与正常生长条件下的父本杂交产生的果实和种子数量。Young 等（2004）以甘蓝型油菜（*Brassica napus*）为材料，分析花粉供体和雌性受体相互杂交产生果实的情况，结果表明，热处理的雌性受体与正常条件下的花粉杂交，种子产量比对照减少 37%；而正常条件下的雌性受体与热处理的花粉杂交，种子产量比对照减少 88%；如果二者都进行热处理，种子产量比对照减少 97%。本研究组以拟南芥为研究材料发现，经过 72 h 4℃处理的花粉粒不能在正常条件下的雌蕊柱头上萌发，而经过同样处理的雌花可以和正常的花粉粒完成受精。这些结果说明，花粉粒成熟过程中对温度胁迫非常敏感。

目前研究表明，温度胁迫主要通过调控花药组织的营养物质代谢过程影响花粉粒发育。低温能够诱导花粉不育，可能是由于低温破坏绒毡层中的糖代谢过程，并最终导致花粉粒中没有能量物质淀粉的积累所致，因为花粉粒中存储的碳水化合物是为以后花粉管的生长提供能量（Herrero and Arbeloa，1989；Oliver 等，2005）。还有研究表明，低温诱导导致花药组织中糖转运破坏和相应的花粉不育的过程，其部分原因是通过 ABA 信号途径而下调细胞壁上的蔗糖酶和单糖转运蛋白基因的表达（Oliver 等，2007）。在小麦减数分裂期，高温可以诱导绒毡层的降解，而绒毡层营养物质的降解导致花粉粒不育（Saini 等，1984；Sakata 等，2000）。高温还可以导致水稻和番茄（*Solanum lycopersicum*）的花药不能正常开裂而影响授粉过程（Matsui and Omasa，2002；Sato 等，2002）。另外，热胁迫导致碳水化合物在花粉粒中的储存减少（Jain 等，2007；Herrero and Arbeloa，1989），如适度的高温胁迫能使棉花（*Gossypium hirsutum*）花药中的碳水化合物的积累和 ATP 的产生显著减少，这也与热诱导的光合作用速率的降低有关（Snider 等，2009）。

3 转录组和蛋白质组学研究

基于基因组的高通量方法，已经应用于花粉发育研究的各个方面，其中包括花粉粒对温度胁迫反应的研究（Lee and Lee，2003；Honys and Twell，2004；Pina 等，2005；Frank 等，2009；Jagadish 等，2010）。在拟南芥花粉发育过程中，基因组中有超过一半的基因参与该发育过程（约 14 000 个基因），而且有 600 多个转录调控因子参与了花粉发育调控过程（Honys and Twell，2004）。在花粉粒发育的每一个阶段，许多转录体的表达水平都表现出强烈的改变。例如，通过比较分析成熟的花粉粒与花粉管正在伸长的花粉粒的转录组，科学家发现有 1600 个基因在表达水上的差异十分显著（Qin 等，2009）。一些基因在花粉萌发和花粉管生长过程中显著上调，包括钙调蛋白和钙调蛋白类似蛋白（Wang 等，2008；Qin 等，2009）。更深入地研究表明钙离子

参与花粉管的顶端生长和环境胁迫的应答（Snedden and Fromm，2001；Malho等，2006）。另外，参与胁迫反应基因，如ABA受体基因（Park等，2009）和乙烯信号途径的基因*CTR1*、*ETR1*、*EIN2*等（Lin等，2009）的表达水平显著提高（Honys and Twell，2004；Wang等，2008；Qin等，2009）.

Frank等（2009）应用已知转录体的基因芯片和cDNA-AFLP分析了高温胁迫对成熟番茄花粉粒转录组的影响，结果发现很多cDNA-AFLP确定的响应热胁迫的基因都是未知基因，其中一个基因被热强烈诱导，其编码的蛋白质是钙依赖的蛋白激酶2（CDPK2，calcium dependent protein kinase 2）。另有研究表明CDPKs不仅参与了植物对非生物逆境胁迫反应的应答过程（Ma and Wu，2007；Zhu等，2007），而且DPKs也介导钙离子信号转导刺激花粉管的生长并且参与了花粉管与胚珠的相互识别（Myers等，2009）。至于CDPKs是如何参与花粉粒对热胁迫的响应过程目前还不太清楚（Frank等，2009）。

许多热诱导的基因都是参与温度胁迫信号途径的基因或者其同源物。如与热胁迫相关的活性氧清除基因*SlAPX3*（a reactive oxygen species scavenger gene）、乙烯反应基因*ER24*、*HSFA2*、*HSFA3*和*HSPs*，在热胁迫花粉粒中，这些基因的表达水平都显著提高（Frank等，2009）。在热耐受番茄品种的花粉粒中，热激转录因子HSF2A热休克蛋白LeHSP17.4-CII（编码一种HSP蛋白）基因的表达水平显著地高于热敏感的品种。许多研究也证明热休克蛋白在花粉粒中表达，如在玉米花粉发育早期，检测到*HSP90*、*HSP70*和*HSP60*的表达，它们相应的蛋白质在花粉粒中也维持较低的水平（Barnabás等，2008）。在成熟花粉粒中热休克蛋白的积累有利于应对高温胁迫，但是这些基因的表达水平总是很低或者没有（Hopf等，1992；Young等，2004；Barnabás等，2008），这可能是花粉粒对热敏感的一个原因。比较不同热耐受性水稻品种的花粉粒蛋白质组发现，耐热型品种中小热休克蛋白（sHSP）的水平显著地高于热敏感品种，中等耐热型品种sHSP的蛋白水平也处于中等水平，因此，推测较高水平的sHSP有利于提高水稻花粉粒的热耐受性（Jagadish等，2010）。

拟南芥花粉粒受到冷胁迫后，其花粉粒活性、萌发能力显著地降低，进而导致种子产量的显著减少。通过SAGE（serial analysis of gene expression）标签技术和基因芯片技术研究表明：花粉粒冷敏感性的主要原因是由于冷响应相关基因在花粉中没有积累所致（Lee and Lee，2003）。本研究组通过高通量的基因芯片研究成熟花粉粒受冷胁迫后的转录组变化发现，有112个成熟花粉粒特异基因显著下调，有47个基因显著上调，还有多种钙结合蛋白、蛋白激酶、转录调控因子都参与成熟花粉粒对冷胁迫的响应，特别是花粉粒特异表达的转录调控因子MIKC*（subgroup of the MADS-box transcription factors）基因的转录水平被强烈抑制（数据未发表）。*MIKC**基因已经被证实是花粉萌发和花粉管生长所必须的基因（Verelst等，2007；Adamczyk and Fernandez，2009）。

另外，Grobei等（2009）对花粉粒蛋白质组的研究表明：花粉粒中一些关键蛋白也出现在种子蛋白中。例如，花粉和种子中都含有高水平LEA蛋白的伴侣蛋白，这些蛋白都参与抗逆境胁迫过程。

虽然转录组和蛋白质组学不能非常明确地证实这些相关基因参与了花粉对温度胁迫的响应，但是，这些研究结果为通过突变体分析、反向遗传学和其它分子或细胞生物学的方法研究花粉抵抗温度胁迫机理提供了参考。

4 相关基因的功能研究

目前，关于植物有性生殖受温度胁迫相关基因的功能研究比较少，可能是由于这类突变体不容易被筛选到。通常，为了比较不同基因型的配子在温度胁迫后的活力，可以通过一些体外的生理生化指标来进行比较分析，但是这些方法容易受到实验操作以及植物材料种植等因素的干扰。比较成熟的方法是首先获得野生型和突变体的杂合体，温度胁迫后让杂合体植株自交，或者与未经处理植株进行杂交，分析产生子代的基因型，可以准确地比较野生型和突变体的配子活力。Yang等（2009）通过这种方法筛选到一个雄配子发育对热胁迫高度敏感的T-DNA插入突变体，经过鉴定对应基因编码的蛋白质是HSP40

的同源物，通过体外表达分析证实它具有还原酶活性，是花粉粒耐热的一个关键基因；本实验室通过这种方法筛选到一个花粉粒对冷敏感性降低的 T-DNA 插入突变体，该突变体对应的基因是花粉粒响应冷胁迫的一个负转录调控因子（Zou 等，2010）。

从本质上来讲，作物的光温敏雄性不育现象也属于温度胁迫对植物有性生殖影响的范畴。由于作物光温敏雄性不育在育种和生产上的重要价值，这方面的分子生物学研究比较深入。在温敏雄性不育基因的定位方面，目前已对水稻 8 个温敏雄性不育基因进行了分子定位。Wang 等（1995）采用 RFLP 技术，将水稻品种 5460S 的温敏雄性不育基因 *TMS1* 定位在第 8 染色体上；Subudhi 等（1997）将水稻 IR32364 的温敏雄性不育基因 *TMS3* 定位在第 6 染色体上；Dong 等（2000）用多种分子标记将水稻品种 TGMS-VN1 的温敏雄性不育基因 TMS4 定位于第 2 染色体上；Wang 等（2003）将水稻安农 S-1 的温敏雄性不育基因 *TMS5* 定位于第 2 染色体短臂的 R394 和 RM17 之间；另外 Koh 等（1999）用 RFLP 标记将水稻一个温敏雄性不育基因 *MS-H* 定位于第 9 染色体上，以上的温敏雄性不育均为隐性基因控制的。在水稻上也发现了一些由显性基因控制的温敏雄性不育系，如 8987S 温敏核不育系等。关于这些基因的功能研究目前还在进行之中。

5 未来展望

随着全球气候的改变，科学家预测到 2100 年，全球平均气温将会有 1.5～5.8℃ 的升高，温度的变化将会更加剧烈，这将对农业生产造成巨大的威胁（Rosenzweig 等，2001）。全球气温每升高一度，作物将减产 10%（USDA，2009）。气候变暖造成的粮食减产已经对一些发展中国家造成严重的影响，特别是在非洲撒哈拉沙漠南部地区（sub-Saharan Africa）（Fischer 等，2005）。2000 年 8 月，持续的高温和干旱给美国农业生产造成了 4.2 亿美元的经济损失（Mittler，2006）。1972 年，持续的高温造成前苏联小麦大幅度减产（Battisti and Naylor，2009）。

目前许多作物正在被引种到新的区域，适应新的气候变化。我国大豆原来主要种植在中部地区，现已在我国高纬度地区广泛种植，这就需要对温度胁迫有较强耐受性的品种（Dong 等，2004；Funatsuki and Ohnishi，2009）。全球有 7 百万公顷的稻田因生育期的冷害而导致减产（Oliver 等，2005），而且在半干旱地区，由于昼夜温差大，作物常常遭受白天高温和夜晚低温的胁迫（Smith and Nowak，1990）。作物需要不断地调整自身的新陈代谢来适应环境，必定会因为物质和能量的大量消耗而导致减产。

应对温度胁迫造成的作物减产，当务之急是要深刻认识温度的变化是如何影响不同作物有性生殖发育过程。对多数作物而言，如棉花、番茄、油菜，其花粉发育和受精过程对热非常敏感。当花粉粒复水、萌发和开始生长时，其新陈代谢变得非常活跃，生长迅速，接着花粉管与胚珠相互识别，随后受精发生。这些过程非常精巧而短暂，给深入研究温度胁迫对这些过程的影响带来难度。虽然我们强调温度胁迫对植物的影响，但通常情况下，植物的有性生殖在遭受温度胁迫的同时，往往同时存在其它环境因子比如光和干旱胁迫等。因此，无论在育种实践中还是生理机理的研究中，都应该注意温度胁迫和其它环境因子的互作，这是全面地展示温度胁迫植物有性生殖现象所必须的。同时，应该对获得候选基因片段和相关基因突变体进行功能验证分析，以及此过程中相关基因表达产物的分析等，深入了解植物有性生殖对温度胁迫的反应机制，为农作物育种提供扎实的理论依据。一旦科学家详细解析了植物有性生殖对温度胁迫反应的机理或其轮廓中某些关键环节，就可以利用分子育种手段获得耐温度胁迫的新品种。

未来要通过多种策略来提高作物有性生殖对温度胁迫的耐受性，植物营养生长和生殖生长对温度胁迫的耐受性有很大的不同（Salem 等，2007）。以往在遗传育种过程中，选择的性状大都根据植物营养生长阶段耐受性而展开的，在未来的育种实践中，作物有性生殖器官的温度耐受性也应作为重要的性状予以重视。花粉粒的体外萌发分析是一种选择方法，虽然它方便快捷，但受实验操作和环境的影响较大，须多次重复（Kakani 等，2002，2005；Salem 等，2007；Singh 等，2008），通过温度胁迫和正常生长的植株相互杂交，

测定最终种子的产量来筛选有性生殖对温度胁迫具备较强耐受性的新品种将是非常有效的选择，但是这种方法费时费力，周期较长（Hedhly等，2008)，我们期待有更好的方法来替代。

以上研究都是以花粉粒为研究对象进行的，以雌配子为研究对象的相关研究还未见报道，这一方面可能是由于雌配子耐受温度胁迫的能力比较强；另一方面可能是由于雌配子始终嵌合在植物的心皮中，不像花粉粒那样能够释放出来，容易被收集。即使如此，未来也应该加强雌配子在这方面的研究。

〔参 考 文 献〕

Adamczyk BJ, Fernandez DE, 2009. MIKC* MADS domain heterodimers are required for pollen maturation and tube growth in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, **149**: 1713—1723

Aggarwal D, Poehlman JM, 1977. Effects of photoperiod and temperature on flowering in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) [J]. *Euphytica*, **26**: 207—219

Allen DJ, Ort DR, 2001. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants [J]. *Trends in Plant Science*, **6**: 36—42

Aloni B, Peet M, Pharr M *et al*., 2001. The effect of high temperature and high atmospheric CO_2 on carbohydrate changes in bell pepper (*Capsicum annuum*) pollen in relation to its germination [J]. *Physiologia Plantarum*, **112**: 505—512

Apel K, Hirt H, 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction [J]. *Annual Review of Plant Biology*, **55**: 373—399

Balasubramanian S, Sureshkumar S, Lempe J *et al*., 2006. Potent induction of *Arabidopsis thaliana* flowering by elevated growth temperature [J]. *Plos Genetics*, **2**: 980—989

Badr SA, Hartmann HT, Martin GC, 1970. Endogenous gibberellins and inhibitors in relation to flower induction and inflorescence development in the olive [J]. *Plant Physiology*, **46**: 674—679

Baniwal SK, Bharti K, Chan KY *et al*., 2004. Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors [J]. *Journal of Biosciences*, **29**: 471—487

Barnabás B, Jager K, Feher A, 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals [J]. *Plant, Cell & Environment*, **31**: 11—38

Battisti DS, Naylor RL, 2009. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat [J]. *Science*, **323**: 240—244

Berger JD, Buck R, Henzell JM *et al*., 2005. Evolution in the genus *Cicer*—Vernalisation response and low temperature pod set in chickpea (*C. arietinum* L.) and its annual wild relatives [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, **56**: 1191—1200

Berger JD, Ali M, Basu PS *et al*., 2006. Genotype by environment studies demonstrate the critical role of phenology in adaptation of chickpea (*Cicer arietinum* L.) to high and low yielding environments of India [J]. *Field Crops Research*, **98**: 230—244

Blazquez MA, Ahn JH, Weigel D, 2003. A thermosensory pathway controlling flowering time in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature Genetics*, **33**: 168—171

Blum A, Sinmena B, Mayer J *et al*., 1994. Stem reserve mobilization supports wheat-grain filling under heat-stress [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**: 771—781

Brooking IR, 1976. Male sterility in *Sorghum bicolor* L. Moench induced by low night temperature. I: Timing of the stage of sensitivity [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, **3**: 589—596

Busch W, Wunderlich M, Schoffl F, 2005. Identification of novel heat shock factor-dependent genes and biochemical pathways in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, **41**: 1—14

Casper BB, 1990. Timing of embryo abortion and the effect of ovule thinning on nutlet mass in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) [J]. *Annales Botanici Fennici*, **65**: 489—492

Charles WB, Harris RE, 1972. Tomato fruit-set at high and low-temperatures [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, **52**: 497—506

Chinnusamy V, Zhu J, Zhu JK, 2007. Cold stress regulation of gene expression in plants [J]. *Trends in Plant Science*, **12**: 444—451

Clarke HJ, Siddique KHM, 2004. Response of chickpea genotypes to low temperature stress during reproductive development [J]. *Field Crops Research*, **90**: 323—334

Craufurd PQ, Wheeler TR, 2009. Climate change and the flowering time of annual crops [J]. *Journal of experimental botany*, **60**: 2529—2539

Croser JS, Clarke HJ, Siddique KHM *et al*., 2003. Low-temperature stress: implications for chickpea (*Cicer arietinum* L.) improvement [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **22**: 185—219

Dong YS, Zhao LM, Liu B *et al*., 2004. The genetic diversity of cultivated soybean grown in China [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **108**: 931—936

Dong NV, Subudhi PK, Luong PN, 2000. Molecular mapping of a rice thermosensitive genic male sterile by AFLP, RFLP and SSR techniques [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **100**: 727—734

Dupuis I, Dumas C, 1990. Influence of temperature stress on in

vitro fertilization and heat-shock protein-synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive tissues [J]. *Plant Physiology*, **94**: 665—670

Fischer G, Shah M, Tubiello FN *et al.*, 2005. Socioeconomic and climate change impacts on agriculture: an integrated assessment, 1990－2080 [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **360**: 2067—2083

Fowler S, Thomashow MF, 2002. *Arabidopsis* transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway [J]. *Plant Cell*, **14**: 1675—1690

Frank G, Pressman E, Ophir R *et al.*, 2009. Transcriptional profiling of maturing tomato (*Solanum lycopersicum* L.) microspores reveals the involvement of heat shock proteins, ROS scavengers, hormones, and sugars in the heat stress response [J]. *Journal of Experimental Botany*, **60**: 3891—3908

Funatsuki H, Ohnishi S, 2009. Recent advances in physiological and genetic studies on chilling tolerance in soybean [J]. *Japan Agricultural Research Quarterly*, **43**: 95—101

Gounaris K, Brain ARR, Quinn PJ *et al.*, 1984. Structural reorganization of chloroplast thylakoid membranes in response to heat-stress [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, **766**: 198—208

Grobei MA, Qeli E, Brunner E *et al.*, 2009. Deterministic protein inference for shotgun proteomics data provides new insights into *Arabidopsis* pollen development and function [J]. *Genome Research*, **19**: 1786—1800

Hayase H, Satake T, Nishiyama I *et al.*, 1969. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. II. The most sensitive stage to cooling and the fertilising ability of pistils [J]. *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*, **38**: 706—711

Hedhly A, Hormaza JI, Herrero M, 2005. The effect of temperature on pollen germination, pollen tube growth, and stigmatic receptivity in peach [J]. *Plant Biology*, **7**: 476—483

Hedhly A, Hormaza JI, Herrero M, 2008. Global warming and plant sexual reproduction [J]. *Trends in Plant Science*, **14**: 30—36

Herrero M, 2003. Male and female synchrony and the regulation of mating in flowering plants [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **358**: 1019—1024

Herrero M, Arbeloa A, 1989. Influence of the pistil on pollen-tube kinetics in peach (*Prunus persica*) [J]. *American Journal of Botany*, **76**: 1441—1447

Herrero MP, Johnson RR, 1980. High-temperature stress and pollen viability of maize [J]. *Crop Science*, **20**: 796—800

Honys D, Twell D, 2004. Transcriptome analysis of haploid male gametophyte development in *Arabidopsis* [J]. *Genome Biology*, **5**: R85

Hopf N, Plesofskyvig N, Brambl R, 1992. The heat-shock response of pollen and other tissues of maize [J]. *Plant Molecular Biology*, **19**: 623—630

Howarth CJ, 2005. Genetic improvements of tolerance to high temperature [A]. In: Ashraf M, Harris PJC eds. Abiotic Stresses: Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches [M]. New York: Haworth Press Inc., 277—300

Huyghe C, 1991. Winter growth of autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.): main apex growth model [J]. *Annales Botanici Fennici*, **67**: 429—434

Iba K, 2002. Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance [J]. *Annual Review of Plant Biology*, **53**: 225—245

Jagadish SVK, Muthurajan R, Oane R *et al.*, 2010. Physiological and proteomic approaches to address heat tolerance during anthesis in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Experimental Botany*, **61**: 143—156

Jain M, Prasad PVV, Boote KJ *et al.*, 2007. Effects of season-long high temperature growth conditions on sugar-to-starch metabolism in developing microspores of grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) [J]. *Planta*, **227**: 67—79

Jakobsen HB, Martens H, 1994. Influence of temperature and aging of ovules and pollen on reproductive success in *Trifolium repens* L [J]. *Annals of Botany* (London), **74**: 493—501

Kakani VG, Prasad PVV, Craufurd PQ *et al.*, 2002. Response of in vitro pollen germination and pollen tube growth of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes to temperature [J]. *Plant, Cell & Environment*, **25**: 1651—1661

Kakani VG, Reddy KR, Koti S *et al.*, 2005. Differences in in vitro pollen germination and pollen tube growth of cotton cultivars in response to high temperature [J]. *Annals of Botany* (London), **96**: 59—67

Koh H, Son YH, Heu MH, 1999. Molecular mapping of a new genic male-sterility gene causing chalky endosperm in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Euphytica*, **106**: 57—62

Kosova K, Prasil IT, Vitamvas P, 2008. The relationship between vernalization and photo periodically-regulated genes and the development of frost tolerance in wheat and barley [J]. *Biologia Plantarum*, **52**: 601—615

Kotak S, Larkindale J, Lee U *et al.*, 2007. Complexity of the heat stress response in plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, **10**: 310—316

Kreps JA, Wu YJ, Chang HS *et al.*, 2002. Transcriptome changes for *Arabidopsis* in response to salt, osmotic, and cold stress [J]. *Plant Physiology*, **130**: 2129—2141

Larkindale J, Vierling E, 2008. Core genome responses involved in acclimation to high temperature [J]. *Plant Physiology*, **146**: 748—761

Lardon A, Triboi-Blondel AM, 1994. Freezing injury to ovules,

pollen and seed in winter rape [J]. *Journal of Experimental Botany*, **45**: 1177—1181

Law RD, Crafts-Brandner SJ, 1999. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase [J]. *Plant Physiology*, **120**: 173—181

Lee BH, Henderson DA, Zhu JK, 2005. The *Arabidopsis* cold responsive transcriptome and its regulation by ICE1 [J]. *The Plant Cell*, **17**: 3155—3175

Lee JY, Lee DH, 2003. Use of serial analysis of gene expression technology to reveal changes in gene expression in *Arabidopsis* pollen undergoing cold stress [J]. *Plant Physiology*, **132**: 517—529

Lin ZF, Zhong SL, Grierson D, 2009. Recent advances in ethylene research [J]. *Journal of Experimental Botany*, **60**: 3311—3336

Liu DL, 2007. Incorporating vernalization response functions into an additive phonological model for reanalysis of the flowering data of annual pasture legumes [J]. *Field Crops Research*, **101**: 331—342

Lynch DV, 1990. Chilling injury in plants: the relevance of membrane lipids [A]. In: Katterman E ed. Environmental Injury in Plants [M]. San Diego: Academic Press, CA, 17—34

Ma SY, Wu WH, 2007. AtCPK23 functions in *Arabidopsis* responses to drought and salt stresses [J]. *Plant Molecular Biology*, **65**: 511—518

Malhó R, Liu Q, Monteiro D *et al.*, 2006. Signalling pathways in pollen germination and tube growth [J]. *Protoplasma*, **228**: 21—30

Matsui T, Omasa K, 2002. Rice (*Oryza sativa* L.) cultivars tolerant to high temperature at flowering: anther characteristics [J]. *Annals of Botany* (London), **89**: 683—687

Mittler R, 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination [J]. *Trends in Plant Science*, **11**: 15—19

Morrison MJ, Stewart DW, 2002. Heat stress during flowering in summer *Brassica* [J]. *Crop Science*, **42**: 797—803

Myers C, Romanowsky SM, Barron YD *et al.*, 2009. Calcium-dependent protein kinases regulate polarized tip growth in pollen tubes [J]. *The Plant Journal*, **59**: 528—539

Nayyar H, Bains TS, Kumar S *et al.*, 2005. Chilling effect during seed filling on accumulation of seed reserves and yield of chickpea [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **85**: 1925—1930

Oliver SN, Dennis ES, Dolferus R, 2007. ABA regulates apoplastic sugar transport and is a potential signal for cold-induced pollen sterility in rice [J]. *Plant and Cell Physiology*, **48**: 1319—1330

Oliver SN, Van Dongen JT, Alfred SC *et al.*, 2005. Cold-induced repression of the rice anther-specific cell wall invertase gene OSINV4 is correlated with sucrose accumulation and pollen sterility [J]. *Plant, Cell & Environment*, **28**: 1534—1551

Park SY, Fung P, Nishimura N *et al.*, 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins [J]. *Science*, **324**: 1068—1071

Peet MM, Sato S, Gardner RG, 1998. Comparing heat stress effects on male-fertile and male-sterile tomatoes [J]. *Plant, Cell & Environment*, **21**: 225—231

Pina C, Pinto F, Feijo JA *et al.*, 2005. Gene family analysis of the *Arabidopsis* pollen transcriptome reveals biological implications for cell growth, division control, and gene expression regulation [J]. *Plant Physiology*, **138**: 744—756

Prasad PVV, Craufurd PQ, Summerfield RJ, 1999. Fruit number in relation to pollen production and viability in groundnut exposed to short episodes of heat stress [J]. *Annals of Botany* (London), **84**: 381—386

Putterill J, Laurie R, Macknight R, 2004. It's time to flower: the genetic control of flowering time [J]. *Bioessays*, **26**: 363—373

Qin Y, Leydon AR, Manziello A *et al.*, 2009. Penetration of the stigma and style elicits a novel transcriptome in pollen tubes, pointingto genes critical for growth in a pistil [J]. *PLoS Genetics*, **5**: e1000621

Rosenzweig CA, Iglesias XB, Yang PR *et al.*, 2001. Climate change and extreme weather events. Implications for food production, plant diseases and pest [J]. *Global Change & Human Health*, **2**: 90—104

Rymen B, Fiorani F, Kartal F *et al.*, 2007. Coldnights impair leaf growth and cell cycle progression in maize through transcriptional changes of cell cycle genes [J]. *Plant Physiology*, **143**: 1429—1438

Saini HS, Sedgley M, Aspinall D, 1983. Effect of heat-stress during floral development on pollen-tube growth and ovary anatomy in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Ausralia Journal of Plant Physiology*, **10**: 137—144

Saini HS, Sedgley M, Aspinall D, 1984. Developmental anatomy in wheat of male-sterility induced by heat-stress, water deficit or abscisic-acid [J]. *Ausralia Journal of Plant Physiology*, **11**: 243—253

Sakata T, Takahashi H, Nishiyama I *et al.*, 2000. Effects of high temperature on the development of pollen mother cells and microspores in barley *Hordeum vulgare* L. [J]. *Journal of Plant Research*, **113**: 395—402

Salem MA, Kakani VG, Koti S *et al.*, 2007. Pollen-based screening of soybean genotypes for high temperatures [J]. *Crop Science*, **47**: 219—231

Sasani S, Hemming MN, Oliver SN *et al.*, 2009. The influence of vernalization and daylength on expression of flowering-time genes in the shoot apex and leaves of barley (*Hordeum*

vulgare) [J]. *Journal of Experimental Botany*, **60**: 2169—2178

Satake T, 1976. Determination of the most sensitive stage to sterile-type cool injury in rice plants [J]. *Res Bull Hokkaido Natl Exp Station*, **116**: 1—44

Sataka T, Hayase H, 1970. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. V. Estimation of pollen developmental stage and the most sensitive stage to coolness [J]. *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*, **39**: 468—473

Sato S, Peet MM, Thomas JF, 2002. Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. exposed to moderately elevated temperatures [J]. *Journal of Experimental Botany*, **53**: 1187—1195

Seo E, Lee H, Jeon J *et al.*, 2009. Crosstalk between cold response and flowering in *Arabidopsis* is mediated through the flowering-time gene *SOC1* and its upstream negative regulator FLC [J]. *The Plant Cell*, **21** (10): 3185—3197

Shuff T, Thomas JF, 1993. Normal floral ontogeny and cool temperature-induced aberrant floral development in *Glycine max* (*Fabaceae*) [J]. *American Journal of Botany*, **80**: 429—448

Singh SK, Kakani VG, Brand D *et al.*, 2008. Assessment of cold and heat tolerance of winter-grown canola (*Brassica napus* L.) cultivars by pollen-based parameters [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, **194**: 225—236

Smith SD, Nowak RS, 1990. Ecophysiology of plants in the intermountain lowlands [A]. In: Osmond CB, Pitelka LF, Hidy GM eds. Plant Biology of the Basin and Range [M]. New York: Springer-Verlag, 179—241

Snedden WA, Fromm H, 2001. Calmodulin as a versatile calcium signal transducer in plants [J]. *New Phytologist*, **151**: 35—66

Snider JL, Oosterhuis DM, Skulman BW *et al.*, 2009. Heat stress-induced limitations to reproductive success in *Gossypium hirsutum* [J]. *Physiologia Plantarum*, **137**: 125—138

Solomon S, Qin D, Manning M *et al.*, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. New York: Cambridge University Press

Srinivasan A, Saxena NP, Johansen C, 1999. Cold tolerance during early reproductive growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.): genetic variation in gamete development and function [J]. *Field Crops Research*, **60**: 209—222

Strasser BJ, 1997. Donor side capacity of Photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients [J]. *Photosynthesis Research*, **52**: 147—155

Subudhi PK, Bortatati RP, Virmani SS, 1997. Molecular mapping of a thermo sensitive genic male sterility in rice using bulked sergeant analysis [J]. *Genome*, **40**: 188—194

Suzuki N, Mittler R, 2006. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signalling and destruction [J]. *Physiologia Plantarum*, **126**: 45—51

Takeoka Y, Hiroi K, Kitano H *et al.*, 1991. Pistil hyperplasia in rice spikelets as affected by heat-stress [J]. *Sexual Plant Reproduction*, **4**: 39—43

Thakur P, Kumar S, Malik JA *et al.*, 2010. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview [J]. *Environmental and Experimental Botany*, **67**: 429—443

Thomashow MF, 1999. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **50**: 571—599

Tonsor SJ, Scott C, Boumaza I *et al.*, 2008. Heat shock protein 101 effects in *Arabidopsis thaliana*: genetic variation, fitness and pleiotropy in controlled temperature conditions [J]. *Molecular Ecology*, **17**: 1614—1626

USDA, 2009. Agriculture secretary vilsack launches national institute of food and agriailture, announces vision for science and research at USDA [OL]. http://www.usda.gov/wps/portal/usda/usdahone? contentidonly = true&contentid = 2009/10/0501.xml

Verelst W, Saedler H, Munster T, 2007. MIKC* MADS-Protein complexes bind motifs enriched in the proximal region of late pollen-specific *Arabidopsis* promoters [J]. *Plant Physiology*, **143**: 447—460

Wahid A, Gelani S, Ashraf M *et al.*, 2007. Heat tolerance in plants: an overview [J]. *Environmental and Experimental Botany*, **61**: 199—223

Wang B, Xu WW, Wang JZ *et al.*, 1995. Tagging and mapping the thermo-sensitive genic male-sterile gene in rice with molecular marker [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **91**: 1111—1114

Wang YG, Xing QH, Deng QY *et al.*, 2003a. Fine mapping of the rice thermo-sensitive genic male-sterile gene *tms5* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **107** (5): 917—921

Wang WX, Vinocur B, Altman A, 2003b. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance [J]. *Planta*, **218**: 1—14

Wang WX, Vinocur B, Shoseyov O *et al.*, 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response [J]. *Trends Plant Science*, **9**: 244—252

Wang Y, Zhang WZ, Song LF *et al.*, 2008. Transcriptome analyses show changes in gene expression to accompany pollen germination and tube growth in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, **148**: 1201—1211

Whittle CA, Otto SP, Johnston MO *et al.*, 2009. Adaptive epi-

genetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Botany-Botanique*, **87**: 650—657

Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, 2006. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses [J]. *Annual Review of Plant Biology*, **57**: 781—803

Young LW, Wilen RW, Bonham-Smith PC, 2004. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production [J]. *Journal of Experimental Botany*, **55**: 485—495

Yang KZ, Xia C, Liu XL, 2009. A mutation in THERMOSENSITIVE MALE STERILE 1, encoding a heat shock protein with DnaJ and PDI domains, leads to thermosensitive gametophytic male sterility in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, **57**: 870—882

Zhu SY, Yu XC, Wang XJ *et al.*, 2007. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, **19**: 3019—3036

Zou CS, Jiang WB, Yu DQ, 2010. Male gametophyte-specific WRKY34 transcription factor mediates cold sensitivity of mature pollen in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, **61**: 3901—3914

* * * * * * * * * * * * * * *

新一代植物系统学杂志 *PhytoKeys* 简介

新近出版发行的 ***PhytoKeys*** 是一个采用开放式同行评审体系运行的新型植物系统学期刊。其创办宗旨是在严格遵循《国际植物命名法规》的基础上，力求应用最前沿的出版技术传播生物多样性信息。***PhytoKeys*** 充分利用了目前出版业在形式和技术方面的革新成果，即（1）电子出版物逐步与纸质出版物并行，并最终将取代纸质出版物；（2）新型出版模式“开放式获取”（Open Access，OA）的应用；（3）将电子注册、检索和收藏管理相结合，通过分类名称或持久性标识符（如：全球唯一标识符 GUID，生命科学标识符 LSID）总结生物物种信息；（4）基于第二代互联网（Web 2. 0）信息传播技术的应用，实现对已发表生物学文章进行语义标记和语义增强的功能。

PhytoKeys 严格遵从最新版的《国际植物命名法规》中各项规定，并义务地将新发表的物种名称链接到《国际植物名称索引（IPNI）》和其它与植物命名有关的出版刊物中。文章发表的同时，“生命百科全书（Encyclopedia of Life，EOL）”计划将收录 ***PhytoKeys*** 发表文章中所涉及的所有新物种，而所有分类单元的处理都被置于新创建的支持和促进开放式获取的分类学电子文献国际平台“Plazi”上（www. plazi. org）。***PhytoKeys*** 所发布的内容包括分类描述、分类单元名称、引文和参考文献、检索表、地理参照点和其他分类信息，且其全部文章均可免费下载、阅读、打印和分发。

PhytoKeys 的发表方式主要有 4 种：（1）高分辨率全彩印刷版本；（2）与印刷版本一致的 PDF 版本；（3）可提供外部资源链接，互动式阅读及语义增强功能的 HTML 版本；（4）兼容 PubMed Central 归档的 XML 版本，该版本提供的机读拷贝便于将来的数据挖掘。

可以看出 ***PhytoKeys*** 不仅仅是一本期刊，它实质上是一个建立在自有目录管理软件和 XML 编辑工作流程基础上的链接平台，对发表文章中提及的每一个分类单元配置了一个动态 Web 配置文件（www. ptp. pensoft. eu）。***PhytoKeys*** 作为一个发布平台可使内部信息（如文章中，期刊中或 Pensoft 发布平台上的信息）和外部资源〔如：“全球生物多样性信息网络（GBIF）”、EOL、“生物多样性遗产图书馆（BHL）”、“美国国立生物技术信息中心（NCBI）”、“形态数据库（Morphbank）”、IPNI、PLANTS、Tropicos、裸子植物数据库、标本馆索引、维基百科和维基物种等数据库〕连接在一起，并为所研究的类群或整篇文章标注出详细的地理参照点。该杂志可以在 Twitter，Facebook，Mendeley 和其他一些社会网络上获取。

由于 ***PhytoKeys*** 采用“开放式获取”的模式出版发行，因此用户可以通过公共互联网免费阅读、下载、复制、传播、打印和检索论文的全文及插图，或者对论文的全文进行链接、为论文建立索引、将论文作为素材编入软件，或者对论文进行任何其他出于合法目的的使用，而不受经济、法律和技术方面的限制。版权人对复制和传播的唯一约束是要求他人在使用作者的作品时以适当的方式致谢并注明或引用出处，以此保证作者拥有保护其作品完整的权利。

该刊的详细介绍可以浏览 www. phytokeys. org，并参阅 Lyubomir Penev，W. John Kress，Sandra Knapp，De-Zhu Li and Susanne Renner (2010)，Fast，linked，and open—the future of taxonomic publishing for plants：launching the journal PhytoKeys，***PhytoKeys*** **1**：1—14.

（李德铢、黄璐璐）